第 37 卷第 4 期 生 态 学 报 Vol.37,No.4
2017 年 2 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Feb.,2017

DOI: 10.5846/stxb201606221221
周晓果, 温远光, 朱宏光, 王磊.2008 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林林冠结构动态.生态学报,2017,37(4):1137-1146.
Zhou X G, Wen Y G, Zhu H G, Wang L.Short-term dynamics of canopy structure of evergreen broadleaved forest after a freezing disaster in 2008 in Damingshan, Southern China.Acta Ecologica Sinica,2017,37(4):1137-1146.

2008 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林林冠结构动态

周晓果[1], 温远光[1,2,3,*], 朱宏光[1,2,3], 王 磊[1]
1 广西大学林学院,广西木林生态与保育重点实验室培育基地,南宁 530004
2 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室,南宁 530004
3 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站,凭祥 532600

摘要: 林冠结构是研究森林生态系统众多关键生态功能和过程的重要参数,常绿阔叶林是亚热带林区具有代表性的森林类型,对其林冠结构及动态特征的研究还很不深入。在广西大明山中山区选择了一个斜坡水平长 200 m、宽 160 m 的典型坡面,在整个坡面建立了 80 个 20 m×20 m 的样地,将样地均匀分为 5 个坡段,每个坡段包含 16 个连续的样地,在 2009—2012 年的生长季测定了林冠高度(CH)、林冠体积(CV)、林冠覆盖度(CC)、林冠上/下冠盖比(HLr)和林冠叶面积指数(LAI),分析了各林冠结构指标的坡位及年际动态,揭示了亚热带常绿阔叶林的林冠结构特征及短期动态规律。研究结果表明,大明山常绿阔叶林林冠结构的一般特征是:平均 CH(12.09±0.05) m,平均 CV(2642.51±278.33) m^3(每 400 m^2样地),平均 CC(59.90±3.29)%,平均 HLr 2.48±0.23,平均 LAI 2.00±0.06。大明山常绿阔叶林的林冠结构存在多层性,上层林冠覆盖度平均为 42.20%,中层为 30.35%,下层为 18.05%。大明山常绿阔叶林的林冠结构存在坡面和年际差异,坡面变异系数为 CV(29.84%—55.89%)> HLr(32.90%—53.52%)> LAI(22.48%—43.89%)> CC(16.61%—25.74%)> CH(8.26%—12.77%);年际变异系数为 HLr(47.33%—57.00%)> CV(39.70%—49.06%)> LAI(21.58%—48.13%)> CC(20.35%—24.15%)> CH(9.19%—12.59%),表明 CH 有较强的稳定性。林冠 LAI 存在明显的坡面尺度效应,即向下顺坡每滑动 100 m 冠层 LAI 升高 0.34。坡位对 CH、HLr 有显著(P=0.022)和极显著(P<0.001)影响;年份对 HLr 有显著影响(P=0.013),对 CV 和 CC 有极显著影响(P<0.001);坡位×年份对 CV 和 LAI 的交互作用显著(P=0.016,P=0.017)。回归分析发现树冠面积与林木胸径呈极显著的线性关系。此研究结果表明大明山常绿阔叶林冠层高度较低、林冠体积较小、林冠覆盖度不高、上/下冠盖比和叶面积指数偏小,这与研究区域的海拔较高(934—1223 m),土层浅薄(30—45 cm)以及经常受到冰冻灾害(特别是 2008 年的特大冰冻灾害)的影响有关,是山地常绿阔叶林树冠结构与山地环境条件长期适应的结果。

关键词: 常绿阔叶林;叶面积指数;林冠覆盖度;林冠体积;上/下冠盖比;动态

Short-term dynamics of canopy structure of evergreen broadleaved forest after a freezing disaster in 2008 in Damingshan, Southern China

ZHOU Xiaoguo[1], WEN Yuanguang[1,2,3,*], ZHU Hongguang[1,2,3], WANG Lei[1]
1 *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning* 530004, *China*
2 *State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Nanning* 530004, *China*
3 *Gangxi Youyiguang Forest Ecosysterm Research Station, Pingxiang* 532600, *China*

Abstract: Canopy structure and dynamics are critical components in the functioning and key ecological processes of forest ecosystems. Evergreen broadleaved forests are the representative community type in the subtropics, but the characteristic of canopy structure of this forest is poorly understood. In the present study, 80 permanent plots (20 m × 20 m for each plot)

基金项目: 国家自然科学基金项目(31460121,39460022, 30860059);广西研究生教育创新计划项目(YCBZ2014008)
收稿日期: 2016-06-22; **修订日期:** 2016-11-04
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wenyg@263.net

on a typical slope (200 m × 160 m) in the mid-mountain region of Damingshan Mountain were built and equally divided into 5 groups on the slope (16 continuous plots on each slope segment). In order to reveal the feature and short-term dynamic regulation of the canopy structure in this evergreen broadleaved forest, we investigated and analyzed the slope effects and annual dynamics of canopy structure indexes, including canopy height (CH), canopy volume (CV), canopy cover (CC), ratio of high to low cover (HLr) and leaf area index (LAI) during the growing seasons from 2009 to 2012. Mean CH, CV, CC, HLr, and LAI of this evergreen broadleaved forest averaged (12.09±0.05) m, (2642.51±278.33) m^3 (in each plot), (59.90±3.29)%, 2.48±0.23, and 2.00±0.06, respectively. The canopy structure was multilayered with CC averaging 42.20% in the upper layer, 30.35% in the middle layer, and 18.05% in the lower layers. Meanwhile, the canopy structure showed differences between slopes and growth years. For different slopes, the coefficient of variation of the index ranked as follows: CV (29.84%—55.89%) > HLr (32.90%—53.52%) > LAI (22.48%—43.89%) > CC (16.61%—25.74%) > CH (8.26%—12.77%). For different growth years, the coefficient of variation of the index ranked as HLr (47.33%—57.00%) > CV (39.70%—49.06%) > LAI (21.58%—48.13%) > CC (20.35%—24.15%) > CH (9.19%—12.59%), showing that CH had relatively strong stability. We found significant effects of slope scale on LAI with an elevation of 0.34 when sliding down 100 m in the downslope direction. The results of two-way ANOVAs showed that slope position had significant and extremely significant effects on CH ($P=0.022$) and HLr ($P<0.001$), respectively, while year of growth had significant effects on HLr ($P=0.013$) and extremely significant effects on CV and CC (both $P<0.001$). The interaction effects of slope × year on CV and LAI were significant ($P=0.016$ and $P=0.017$, respectively). Correlation analysis showed that there was extremely significant positive correlation between DBH and canopy area. Our results indicated that the canopy structure of evergreen broadleaved forests on Damingshan Mountain have the characteristics of relatively lower CH, CC, HLr, and LAI, and smaller CV. This could be attributed to the relatively higher elevation (934—1223 m), shallow soil (30—45 cm), and the frequency of freezing disturbances, especially the severe ice storm damage in 2008 on Damingshan Mountain. This could also be the result of the long-term adaptation of canopy structure in montane evergreen broadleaved forest to environmental conditions.

Key Words: evergreen broadleaved forest; leaf area index; canopy cover; canopy volume; ratio of high to low cover; dynamics

林冠是指森林中地表以上的所有叶片、枝条、小枝、各种附生生物及其枯死残留物的总和[1-4]，林冠结构是林冠要素(如冠高、叶片、枝条等)在空间和时间上的组成、结构及动态[5-6]。林冠高度(CH)、林冠体积(CV)、林冠覆盖度(CC)、上/下冠盖比(HLr)、林冠叶面积指数(LAI)等都是林冠结构的重要参数[5-7]，其三维空间的异质性及垂直分层使林冠蕴含了全球 40% 的陆地生物多样性[8]，被视为“最后的生物前沿(the last biological frontier)”和生物圈中物种丰富却最鲜为人知的生境之一[9]。林冠结构及其变化直接控制着森林生态系统与大气的物质和能量交换，与森林小气候、森林水文、森林养分循环密切相关[10-14]，成为森林生态系统结构、功能及关键生态学过程的重要组分[6-7]，对森林更新、生物多样性、生物生产力、碳固持及全球气候变化有着重要的影响[1,15-16]，林冠结构的多样性和生态过程仍被视为“科学黑箱”[4,17]，成为全球变化生态学研究的热点[2,18]。

目前，有关林冠结构特征及动态的研究，主要集中在热带和温带地区的同龄林和人工林[19-24]，研究的参数主要是 LAI、林冠开度等[20-24]少数指标，大都是对参数的季节变化[20-24]和坡向、坡位等立地特征差异的简单比较上[24-26]。2008 年特大冰冻灾害后，有关森林林冠受损的研究明显增多[27-28]，近年有学者对六盘山南坡华北落叶松人工林冠层 LAI 的坡面尺度效应进行了研究[19]，但对灾后常绿阔叶林林冠结构及动态的研究仍十分有限[29-30]，尤其缺乏对原生性顶极森林及坡面较大面积林冠结构动态变化的研究[29]。

本研究以广西大明山国家级自然保护区原生性常绿阔叶林为对象，对 2008 年特大冰冻灾害后常绿阔叶

林的林冠结构及动态进行了连续 4 年的监测,以期为深入认识南亚热带山地常绿阔叶林的林冠结构动态变化规律,为该地区林分、坡面、景观和区域尺度上碳、水分和通量等方面的模拟提供基础数据,也为丰富林冠学理论提供资料。

1　研究区概况

大明山国家级自然保护区(23°10′—23°38′ N,108°18′—108°45′ E),地处广西中南部,是北热带与南亚热带的分界,北回归线横贯中部,属南亚热带季风气候区。年均温为 15.1℃,7 月份平均气温 21.9℃,1 月份平均气温 5.8℃,极端高温为 28.6℃,极端低温-6.0℃;日均温≥10℃的积温为 5047.7℃;年均降水量为 2630.3 mm[31]。大明山地理位置独特,地层古老,地貌发育,形成了复杂多样的生态环境,孕育出丰富的生物多样性,保存了较完好的原生性森林,共有维管植物 234 科 918 属 2374 种[32]。茂密的天然森林资源使大明山成为周边地区重要的物种基因库、水库、碳库、氧库,成为区域生态安全的重要屏障[33]。

2　研究方法

2.1　样地构建

于 2009 年 5 月,在大明山常绿阔叶林中建立了 3.2 hm^2的长期监测样地。样地面积为 200 m×160 m, 海拔 934—1223 m 之间,坡度范围 30—35°。采用全站仪将 3.2 hm^2样地划分成 80 个 20 m×20 m 的样方,再把每个样方划分成 4 个 10 m×10 m 和 16 个 5 m×5 m 的小样方,在每个 20 m×20 m 及 10 m×10 m 样方的 4 个角用 PVC 管作永久标记,并标明样方号及相应的坐标。由下至上将样地分为 5 个连续的坡位,每个坡位包括 16 个 20 m×20 m 的样方(表 1)。调查区域森林植被的优势种是云贵山茉莉(*Huodendron biaristatum*,重要值: 33.1±37.1,下同)、罗浮槭(*Acer fabri*,20.6±11.2)、栓皮木姜子(*Litsea suberosa*,18.5±16.6)、刨花润楠(*Machilus pauhoi*,17.2±12.3)、罗浮柿(*Diospyros morrisiana*,9.2±9.3)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*,9.0±8.8)和天目紫茎(*Stewartia gemmata*,8.7±10.5)。

表 1　不同坡位常绿阔叶林样地的基本特征

Table 1　Plot parameters on different slope positions in evergreen broadleaved forest

编号 Number	样方号 Plot No.	海拔/m Altitude	坡度/(°) Slope grade	坡位 Slope position	土壤类型 Soil type	土壤厚度/cm Soil depth
Ⅰ	1—16	971	33.5	下坡	山地黄壤	45
Ⅱ	17—32	1027	34.2	中下	山地黄壤	40
Ⅲ	33—48	1083	30.5	中坡	灰化黄壤	40
Ⅳ	49—64	1139	32.6	中上	灰化黄壤	35
Ⅴ	65—80	1195	33.4	上坡	灰化黄壤	30

2.2　林冠调查

在样地构建好的基础上,于 2009—2012 年生长季,以 5 m×5 m 的小样方为基本调查单元,对每个胸径≥1.0 cm的木本植物挂铝牌标记,记录树木的编号、物种名、坐标、胸径、树高、枝下高、冠幅等信息,每次调查需要 25—30 d。同时采用 CI-110 型数字植物冠层图象分析仪(CID Inc.,Camas, Washington, USA),在每个样方中心位置采集冠层影像。

2.3　数据处理与统计分析

大明山常绿阔叶林林冠结构图解见图 1。将每个样方的林木按树高分上(树高>8 m)、中(4—8 m)、下(0—4 m)3 层。林冠高度(CH)以每个样方最上层林木的平均高代表。林冠体积(CV)以每个样方所有林木的树冠体积之和表示,其中林木的树冠体积采用圆柱体公式计算。林冠覆盖度(CC)为每个样方所有林木的垂直投影占样方面积的百分比。上/下冠盖比(HLr)为上层与下层林木林冠覆盖度的比值。采用冠层分析仪

自带的冠层分析软件对冠层影像进行分析,计算每个样方的叶面积指数(LAI)。

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验各调查年度、各坡位 CH、CV、CC、HLr、LAI 的差异显著性,采用两因素方差分析(two-way ANOVAs)检验坡位、调查时间及其互作对 CH、CV、CC、HLr、LAI 等林冠结构特征值影响的差异程度,并采用 LSD 法进行多重比较。

采用 SPSS 20.0 软件对所有数据进行处理和统计分析,显著性水平设置为 $P<0.05$。数据绘图由 Sigmaplot 11.0 软件完成。

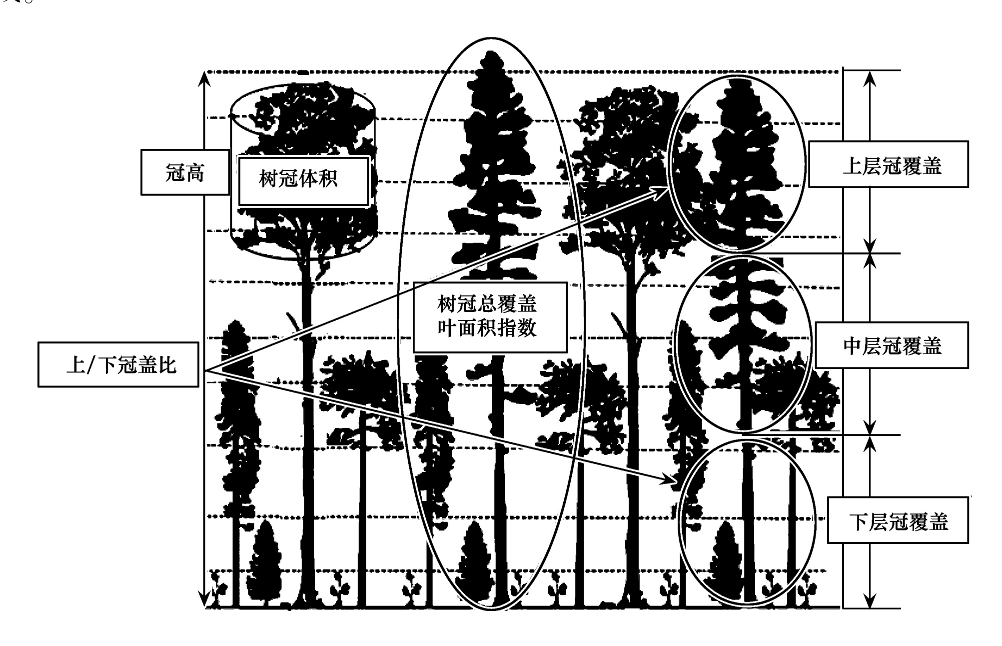


图 1 大明山常绿阔叶林的林冠结构图解

Fig.1 An illustration of the forest canopy structure in evergreen broadleaved forest at Damingshan

3 结果与分析

3.1 常绿阔叶林林冠高度、林冠体积及其变化

2009—2012 年,大明山常绿阔叶林的林冠高度(CH)平均值变化在 12.00—12.21 m 之间(平均值为 12.09 m),总体呈现微弱增加趋势(表 2)。大明山常绿阔叶林不同坡位的 CH 存在显著差异($P=0.022$),然而,4 年内,年份对 CH 无显著影响,坡位×年份的交互作用也不显著($P=0.686$、$P=0.656$)(表 2,表 3),其中 2009 年和 2010 年 5 个坡位的 CH 均无显著差异,2011 年下坡的 CH 显著高于中坡,2012 年显著高于中下坡、中坡和上坡,其余坡位间差异不显著(图 2)。2009—2012 年,大明山常绿阔叶林不同坡位的林冠体积(CV)差异不显著($P=0.964$),每 400 m^2样地的 CV 变化在 2173.57—3283.90 m^3之间,平均值为 2624.51 m^3,年份对 CV 有极显著影响($P<0.001$),坡位×年份的交互作用显著($P=0.016$)(表 2,表 3),2011 年和 2012 年的 CV 显著高于 2009 年和 2010 年(表 2)。2009 年和 2010 年 5 个坡位间 CV 无显著差异,但 2011 年下坡和中下坡显著高于中坡,2012 年下坡显著高于上坡(图 2)。CV 的坡面变异性(29.84%—55.89%)和年际变化性(39.70%—49.06%)均明显高于 CH(8.26%—12.77%,9.19%—12.59%)。

3.2 常绿阔叶林林冠覆盖度、上/下冠盖比及其变化

2009—2012 年,大明山常绿阔叶林林冠覆盖度(CC)的平均值变化在 53.55%—66.92%,平均值为 59.90%,呈现逐渐恢复增长趋势,坡位对 CC 影响不显著($P=0.103$),年份对 CC 有极显著影响($P<0.001$),坡位×年份的交互作用不显著($P=0.380$)(表 2,表 3)。2011 年和 2012 年的 CC 显著高于 2009 年和 2010 年,2012 年比 2011 年出现轻微下降,但差异不显著(表 2)。大明山常绿阔叶林的 CC 在不同的坡位有所变化,2009 年和 2010 年,中坡的 CC 显著高于下坡和中下坡,2012 年中坡显著高于中上坡,2011 年没有差异(图 3)。

表 2　2009—2012 年大明山常绿阔叶林林冠结构特征均值及其变化

Table 2　The forest canopy structure parameters in evergreen broadleaved forest at Damingshan during 2009—2012

变量 Variable	年份 Years			
	2009	2010	2011	2012
林冠高度 CH/m	12.00±0.13 a	12.01±0.12 a	12.14±0.17 a	12.21±0.16 a
林冠体积 CV/m^3	2179.84±119.57 a	2173.57±117.99 a	3283.90±145.77 b	2932.74±153.54 b
林冠覆盖度 CC/%	53.55±1.45 a	55.10±1.43 a	66.92±1.52 b	64.02±1.61 b
上/下冠盖比 HLr	2.41±0.14 a	2.10±0.11 a	2.26±0.12 a	3.14±0.45 b
叶面积指数 LAI	1.88±0.05 a	1.93±0.07 ab	2.15±0.10 b	2.03±0.11 ab

CH: 林冠高度 canopy height;CV: 林冠体积 canopy volume;CC: 林冠覆盖度 canopy cover;HLr: 上/下冠盖比 ratio of high to low cover;LAI: 叶面积指数 leaf area index; 不同小写字母表示该指标在不同年份间差异显著(P<0.05);表中数据为平均值±标准误(n=80)

表 3　坡位和年份及其交互作用对常绿阔叶林林冠结构的影响

Table 3　*F* and *P* values for the effects of slope position, year and their interaction on the forest canopy structures in evergreen broadleaved forest

因子 Factors	*df*	林冠高度 CH		林冠体积 CV		林冠覆盖度 CC		上/下冠盖比 HLr		叶面积指数 LAI	
		F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
坡位 Position	4	2.89	0.022	0.15	0.964	1.95	0.103	7.41	<0.001	2.40	0.050
年份 Years	3	0.49	0.686	17.51	<0.001	19.40	<0.001	3.67	0.013	2.25	0.083
坡位×年份 Position×years	12	0.79	0.656	2.12	0.016	1.08	0.380	1.23	0.265	2.10	0.017

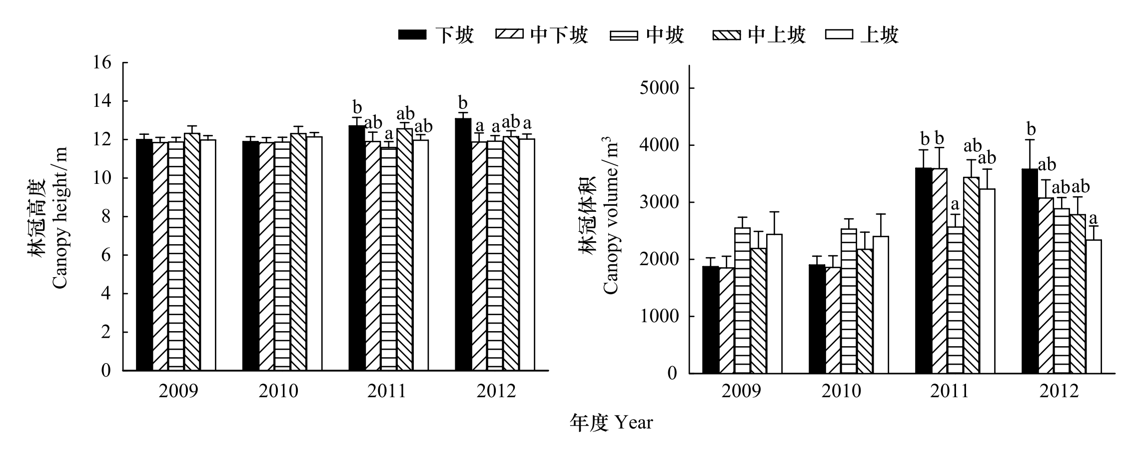


图 2　2009—2012 年大明山常绿阔叶林不同坡位的林冠高度和林冠体积特征

Fig.2　The forest canopy height and canopy volume in different positions in evergreen broadleaved forest at Damingshan during 2009—2012

2009—2012 年,大明山常绿阔叶林林冠的上/下冠盖比(HLr)平均值为 2.10—3.14 之间,呈现先降后升的趋势,坡位和年份对 HLr 有极显著和显著影响(P<0.001,P=0.013),但两者的交互作用不显著(P=0.265)。2012 年的 HLr 显著高于前 3 年,而前 3 年间无显著差异(表 2)。2009—2012 年,不同坡位的 HLr 存在明显变化。2009 年下坡的 HLr 显著高于其它坡位,中下坡显著高于中上坡和上坡;2010 年下坡和中下坡的 HLr 显著高于中上坡和上坡;2011 年下坡的 HLr 显著高于上坡;2012 年中下坡的 HLr 显著高于其它坡位,下坡显著高于中坡、中上坡和上坡(图 3)。

3.3　常绿阔叶林林冠 LAI 及其变化

2009—2012 年,大明山常绿阔叶林林冠叶面积指数(LAI)平均值变化在 1.88—2.15 之间(平均值 2.00 m^2/m^2),总体呈现微弱增加趋势,坡位和年份对 LAI 有一定影响,但均不显著(P=0.050,P=0.083),但两者的交互作用影响显著(P=0.017)(表 3)。其中 2011 年的林冠 LAI 显著高于 2009 年,其它年份间差异不显著(表 2)。2009—2012 年,大明山常绿阔叶林不同坡位的林冠 LAI 随年份不同而有所变化。2009 年下坡的林冠 LAI 显著高于上坡,2011 年为中坡显著高于其它坡位,2012 年则是中下坡显著高于其它坡位,2010 年

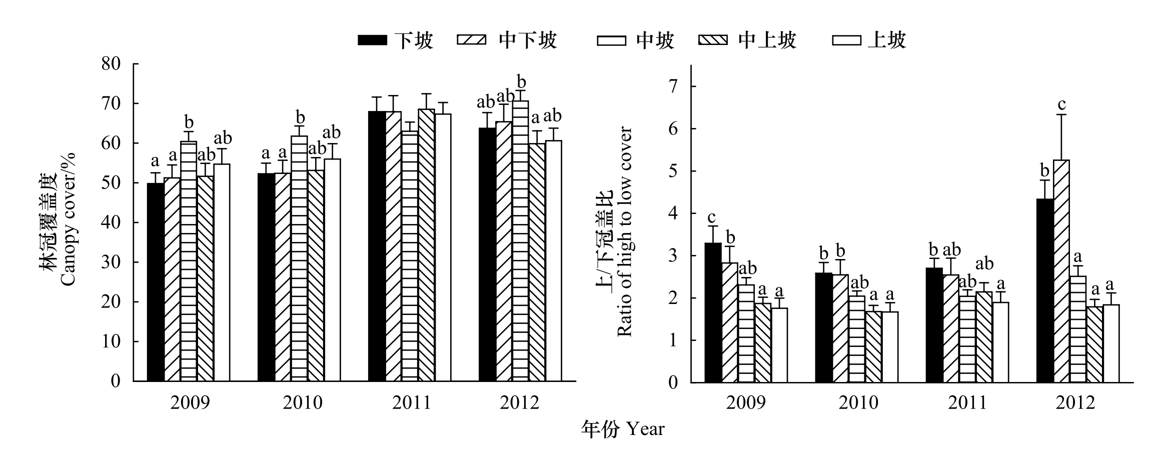


图 3 2009—2012 年大明山常绿阔叶林不同坡位的林冠覆盖度和上/下冠盖比特征

Fig.3 The forest canopy cover and ratio of high to low cover in different positions in evergreen broadleaved forest at Damingshan during 2009—2012

各坡位差异不显著(图 4)。

3.4 常绿阔叶林林冠垂直结构及其变化

根据三个层次的划分统计结果,大明山常绿阔叶林林冠垂直结构呈现上层林冠(>8 m)(林冠覆盖度42.20%)> 中层林冠(4—8 m)(30.35%)> 下层林冠(0—4 m)(18.05%),上层林冠覆盖度极显著高于中层林冠和下层林冠,中层林冠极显著高于下层林冠(P<0.001)。

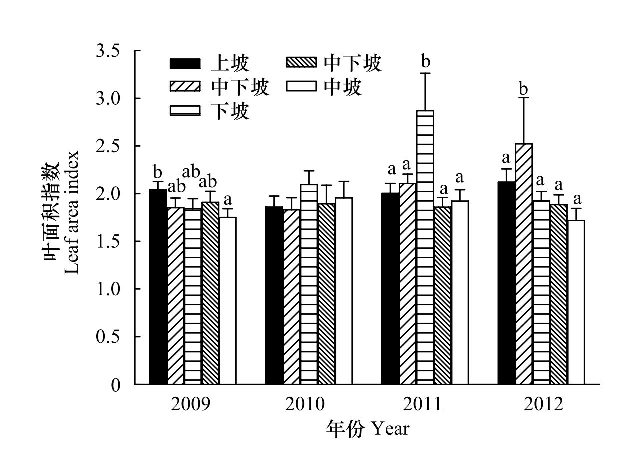


图 4 2009—2012 年大明山常绿阔叶林不同坡位林冠 LAI 比较

Fig.4 LAI in different positions in evergreen broadleaved forest at Damingshan during 2009—2012

2009—2012 年,大明山常绿阔叶林林冠垂直结构变化见图 5。从图 5 可以看出,不同年份不同坡位的林冠垂直结构存在一定的变化。2009 年,下层林冠覆盖度以下坡最小,上坡最大,上坡显著高于下坡和中下坡,中坡和中上坡显著高于中下坡;中层林冠覆盖度也是以下坡最小和上坡最大,上坡和中坡显著高于下坡和中下坡,其它坡位差异不显著;上层林冠的覆盖度在不同坡位间差异均不显著(图 5)。2010 年,下层林冠覆盖度为中坡、中上坡和上坡显著高于下坡和中下坡;中层林冠覆盖度为中坡和上坡显著高于下坡和中下坡;上层林冠的覆盖度在不同坡位间差异也不显著(图 5)。2011 年,下层林冠和中层林冠的林冠覆盖度都是以上坡的最高,下坡最低,上层林冠则以下坡最高,中坡最低,但 3 个林冠层次在不同坡位林冠覆盖度差异均不显著(图 5)。2012 年,下层林冠覆盖度的坡位变化与 2010 年的相似;中层林冠覆盖度除中坡显著高于下坡外,其余坡位间差异不显著;上层林冠覆盖度为下坡、中下坡和中坡显著高于上坡(图 5)。

3.5 树冠面积与林木胸径的关系

2009—2012 年,大明山常绿阔叶林树冠面积与林木胸径有极显著的相关性(P<0.001)(图 6),表明树冠面积随着林木胸径的增加而增加,且随着恢复时间的增加其增幅加大,以 2011 年的增幅最大(图 6)。

4 讨论与结论

4.1 大明山常绿阔叶林林冠结构的基本特征

本研究表明,大明山常绿阔叶林林冠结构特征是:平均 CH 为(12.09±0.05)m,平均 CV 为(2642.51±278.33)m^3(每 400 m^2样地),平均 CC 为(59.90±3.29)%,平均 HLr 为 2.48±0.23,平均 LAI 2.00±0.06。这一结

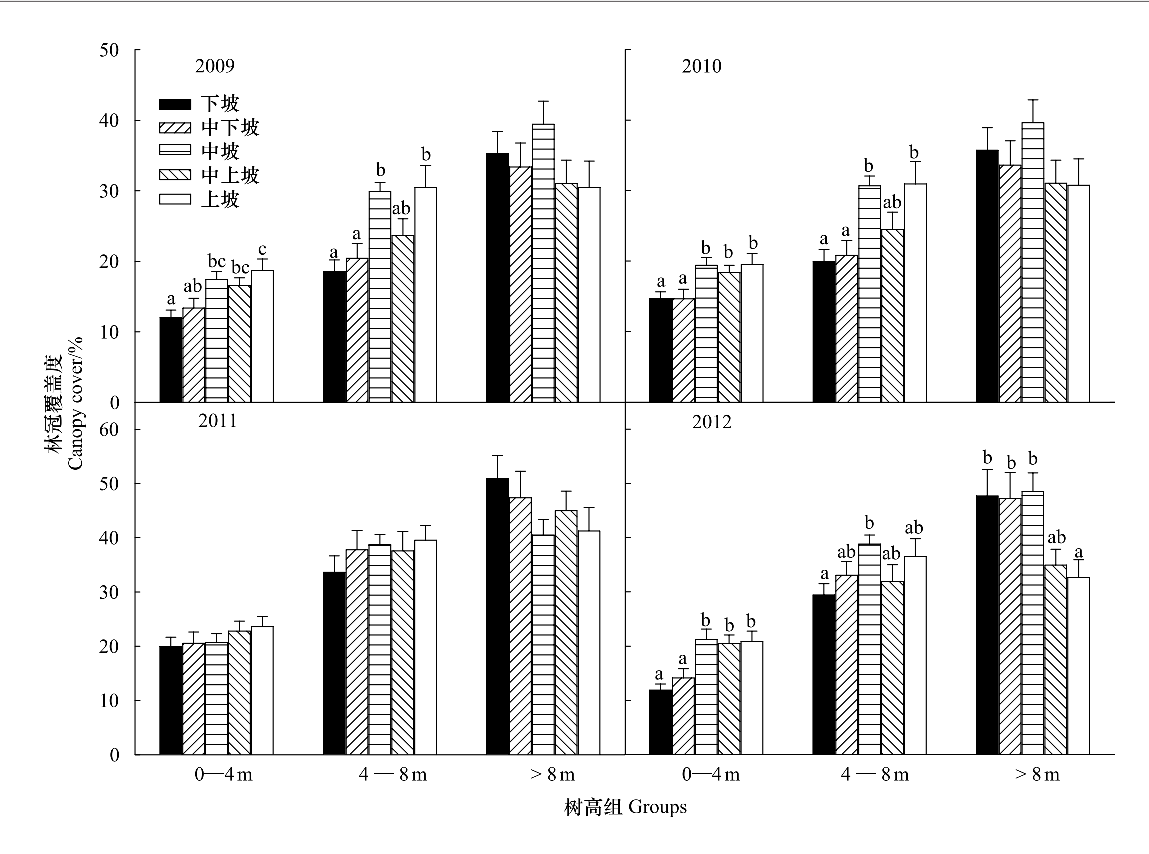


图 5　2009—2012 年大明山常绿阔叶林林冠垂直结构变化

Fig.5　The forest canopy vertical structures in evergreen broadleaved forest at Damingshan during 2009—2012

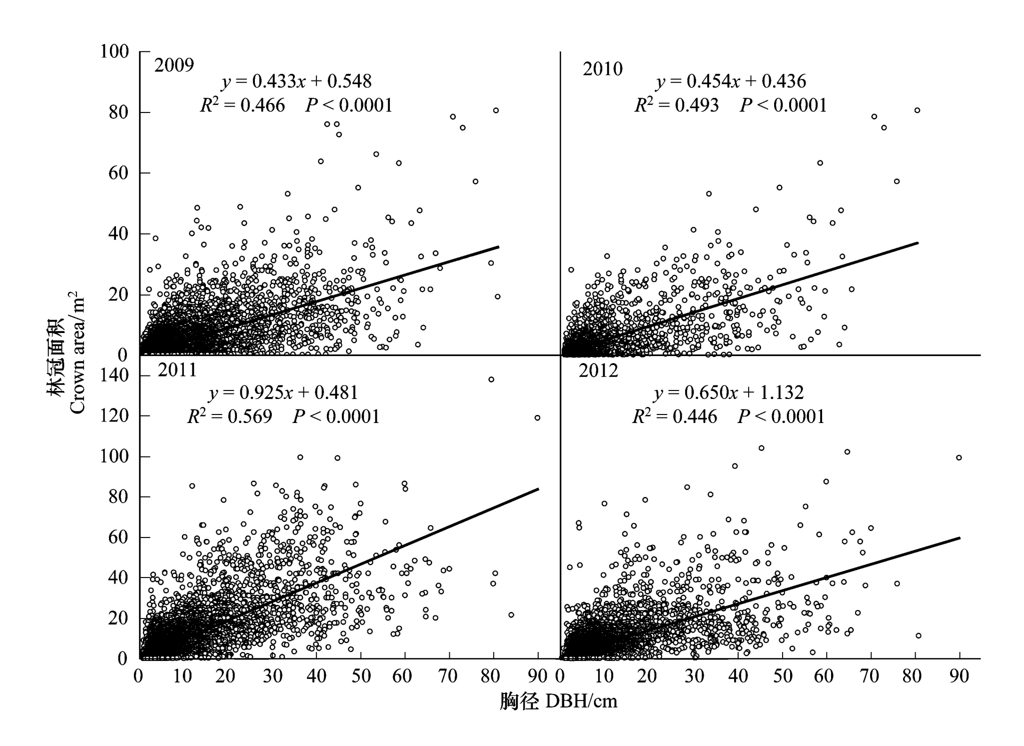


图 6　2009—2012 年大明山常绿阔叶林林木胸径与树冠面积的关系

Fig.6　The relationship between DBH and crown area in evergreen broadleaved forest at Damingshan during 2009—2012

果表明,大明山常绿阔叶林的冠层高度较低,林冠体积较小,林冠覆盖度不高,上/下冠盖比和叶面积指数偏小,这与研究区域的海拔较高(934—1223 m),土层浅薄(30—45 cm),以及经常受到冰冻灾害(特别是 2008

年的特大冰冻灾害)的影响有关。大明山常绿阔叶林的林冠结构存在多层性,上层林冠覆盖度平均为42.20%,中层为30.35%,下层为18.05%,但与亚热带森林林冠的多层性和叶面积指数较大[29]的特点不完全一致。本研究中观察到的LAI变化在1—6之间,但平均值只有2.0左右,大明山常绿阔叶林林冠的LAI明显小于哀牢山常绿阔叶林(LAI为5.60)[29]、银瓶山常绿阔叶林(2.56)[34],而与桉树人工林相近(1.5—2.5)[35]。此种林冠结构特征的形成不仅与2008年的特大冰冻灾害有关,还与灾后受损林木的逐渐死亡和气候波动有关。据灾后(2009年)的调查,在3.2 hm^2固定样地中,DBH≥1 cm的林木受灾率为51.8%[36],样地有85个林隙,其中68.40%的林隙形成于2008—2009年,扩展林隙和冠空隙的面积分别占71.70%和52.90%,每个扩展林隙的面积为200—600 m^2[37];同时,由于山地气候冰冻干扰频繁,形成狭窄的圆柱形树冠[31],这是造成大明山常绿阔叶林CH、CV、LAI偏小的主要原因。诚然,大明山常绿阔叶林林冠LAI较小可能还与CI-110的测定结果偏小有关[21]。

4.2 灾后林冠结构的坡位变化

有研究表明,华北落叶松人工林受坡面环境条件变化的影响,林冠LAI存在着坡面变化与尺度效应,在一个水平长为398.2 m、宽度为30 m的坡面上,LAI变化在2.66—3.49之间(平均3.11),LAI总体上随坡顶向下的坡长增加呈波动性增大趋势,在坡面中部(水平坡长188.45 m时)达到最大,之后稍微减小,森林冠层LAI存在着坡面空间尺度效应,即向下顺坡每滑动100 m冠层LAI升高0.12[19]。关于原生性常绿阔叶林林冠LAI的坡面变化尚未见报道。本研究表明,在一个水平坡长为200 m、宽度为160 m的坡面上,常绿阔叶林林冠LAI也存在着一定的坡面差异,且有显著的坡位×年份的交互作用($P=0.017$),表明LAI的坡面变化规律会随着年份的不同而不同。在本研究中,2009年为下坡的林冠LAI显著高于上坡,2010年坡位间无显著差异,2011年为中坡显著高于其它坡位,2012年为中下坡显著高于其它坡位。常绿阔叶林林冠LAI也存在坡面尺度效应,且在坡面中部达到最大,之后稍微减小,即向下顺坡每滑动100 m冠层LAI升高0.34,与华北落叶松人工林林冠LAI的尺度效应相似,但强度更强。这与原生性常绿阔叶林的林冠结构和空间异质性更高有关。因此,对于原生性常绿阔叶林更应注意LAI的空间和年际变化,提高生态模型中LAI这个参数的准确性在未来研究中值得引起注意。

常绿阔叶林CV、CC、HLr随坡位的变化鲜有报道。本研究发现,这些林冠结构指标在不同坡面也存在较大的变异性(分别为39.70%—49.06%、20.35%—24.15%、47.33%—57.00%),特别是上层林冠的短期波动更明显。作者认为冰冻干扰是影响林冠结构变化最直接的驱动力,不同坡面受灾程度不同[33,37],导致不同坡面林冠结构的差异。

4.3 灾后林冠结构的年际动态

研究表明,干扰会改变森林冠层原有的结构,增加冠层结构的空间异质性[22,30]。干扰过后森林在恢复过程中冠层结构的空间异质性还在不断地变化,并对森林的格局与生态学过程有决定作用[30]。区余端和苏志尧对粤北山地常绿阔叶林3a的监测表明,灾后森林恢复初期样地林冠开度的总体面积在逐年缩小,森林郁闭度越来越高[30]。本研究发现,2008年冰冻灾害后,随着森林的恢复,大明山常绿阔叶林的CH、CV、CC、LAI均呈现不同程度的增加,灾后第3年的增幅最大,尤以CV和CC增幅最明显,分别比2009年提高50.65%和24.97%,之后各指标又有所回落。出现此种状况可能是灾害发生后的前两年(2009和2010年),受2009年和2010年春西南持续干旱影响,常绿阔叶林的林冠结构恢复较慢;而2012年恢复速率出现下降,如CV、CC、LAI分别比2011年减小10.69%、4.33%和5.58%,这与2012年春大明山常绿阔叶林又遭受较强的冰冻干扰,部分林木受损有关。由于山地常绿阔叶林区域自然干扰时有发生,常绿阔叶林的林冠结构总是处于不断变化之中,因此,在利用LAI研究很多关键生态过程,如林冠光合作用、呼吸作用、冠层对降水的截留及水分蒸散、冠层中太阳辐射的传递、冠层下土壤水分的蒸发等时,除了考虑LAI的空间异质性外,还应考虑不同年份的变化。因为在基于过程的生态系统模型模拟和定量遥感分析中,描述LAI动态的能力直接决定着植被与大气界面物质、能量交换的可靠性和准确性[38-39]。

4.4 树冠面积与林木胸径的关系

研究表明,树冠面积与林木胸径存在显著的正相关关系[40]。张丽楠等的研究认为华北落叶松人工林树冠面积与林木胸径关系以二次方的拟合效果最佳[41]。Hemery 等的研究认为,当林木胸径为 20—50 cm 时,树冠直径(K)与胸径(d)为线性相关[40]。在本研究中,树冠面积与胸径表现为极显著的线性关系,与 Hemery 等的结果一致[40]。主要原因是大明山常绿阔叶林的林木胸径较小,90%以上的林木胸径小于 50 cm;其次,正如本文中所指出的,大明山常绿阔叶林的树冠面积较小,树冠常表现为圆柱形。作者认为,这是山地常绿阔叶林树冠结构与山地环境条件长期适应的结果。

参考文献(References):

[1] Pan Y D, Birdsey R A, Phillips O L, Jackson R B. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2013, 44: 593-622.

[2] Leiterer R, Furrer R, Schaepman M E, Morsdorf F. Forest canopy-structure characterization: A data-driven approach. Forest Ecology and Management, 2015, 358: 48-61.

[3] Lowman M D, Rinker H B. Forest Canopies. 2nd ed. London: Elsevier Academic Press, 2004.

[4] Lowman M D, Schowalter T D. Plant science in forest canopies-the first 30 years of advances and challenges (1980-2010). New Phytologist, 2012, 194(1): 12-27.

[5] Franklin J F, Van Pelt R. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. Journal of Forestry, 2004, 102(3): 23-28.

[6] Hansen A J, Phillips L B, Dubayah R, Goetz S, Hofton M. Regional-scale application of lidar: Variation in forest canopy structure across the southeastern US. Forest Ecology and Management, 2014, 329: 214-226.

[7] McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. Forest Ecology and Management, 2005, 218(1/3): 1-24.

[8] Hopkin M. Biodiversity and climate form focus of forest canopy plan. Nature, 2005, 436(7050): 452-452.

[9] Stork N E. Editorial: dynamics and processes in the canopy of an Australian tropical rainforest. Austral Ecology, 2007, 32(1): 2-3.

[10] Brodersen C, Pohl S, Lindenlaub M, Leibundgut C, Von Wilpert K. Influence of vegetation structure on isotope content of throughfall and soil water. Hydrological Processes, 2000, 14(8): 1439-1448.

[11] Hobbie S E. Effects of plant species on nutrient cycling. Trends in Ecology & Evolution, 1992, 7(10): 336-339.

[12] Frolking S, Palace M W, Clark D B, Chambers J Q, Shugart H H, Hurtt G C. Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. Journal of Geophysical Research, 2009, 114(G2): G00E02.

[13] Asner G P, Powell G V N, Mascaro J, Knapp D E, Clark J K, Jacobson J, Kennedy-Bowdoin T, Balaji A, Paez-Acosta G, Victoria E, Secada L, Valqui M, Hughes R F. High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(38): 16738-16742.

[14] Whitehurst A S, Swatantran A, Blair J B, Hofton M A, Dubayah R. Characterization of canopy layering in forested ecosystems using full waveform LiDAR. Remote Sensing, 2013, 5: 2014-2036.

[15] Gao T, Hedblom M, Emilsson T, Nielsen A B. The role of forest stand structure as biodiversity indicator. Forest Ecology and Management, 2014, 330: 82-93.

[16] Graf R, Mathys L, Bollmann K. Habitat assessment for forest dwelling species using LiDAR remote sensing: Capercaillie in the Alps. Forest Ecology and Management, 2009, 257(1): 160-167.

[17] Parker G G, Smith A P, Hogan K P. Access to the upper forest canopy with a large tower crane. BioScience, 1992, 42(9): 664-670.

[18] 吴毅, 刘文耀, 宋亮, 陈曦, 卢华正, 李苏, 石贤萌. 基于林冠塔吊的附生植物生态学研究进展. 植物生态学报, 2016, 40(5): 508-522.

[19] 王云霓, 邓秀秀, 王彦辉, 曹恭祥, 于澎涛, 熊伟, 徐丽宏. 六盘山南坡华北落叶松人工林冠层 LAI 的坡面尺度效应. 生态学报, 2016, 36(12): 3564-3571.

[20] 刘志理, 戚玉娇, 金光泽. 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数的季节动态及空间格局. 林业科学, 2013, 49(8): 58-64.

[21] 苏宏新, 白帆, 李广起. 3 类典型温带山地森林的叶面积指数的季节动态: 多种监测方法比较. 植物生态学报, 2012, 36(3): 231-242.

[22] 陈夏, 桑卫国. 暖温带地区 3 种森林群落叶面积指数和林冠开阔度的季节动态. 植物生态学报, 2007, 31(3): 431-436.

[23] 李根柱, 王贺新, 朱教君. 辽东次生林区主要阔叶林型叶面积指数季节动态. 生态学杂志, 2008, 27(12): 2049-2055.

[24] 吕瑜良, 刘世荣, 孙鹏森, 张国斌, 张瑞蒲. 川西亚高山暗针叶林叶面积指数的季节动态与空间变异特征. 林业科学, 2007, 43(8): 1-7.

[25] 童鸿强, 王玉杰, 王彦辉, 于澎涛, 熊伟, 徐丽宏, 周杨. 六盘山叠叠沟华北落叶松人工林叶面积指数的时空变化特征. 林业科学研究,

2011, 24(1): 13-20.

[26] 张佳宁, 袁金国, 张莎. 2002—2011 年河北省植被 LAI 时空变化特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2015, 39(1): 88-92.

[27] 曼兴兴, 米湘成, 马克平. 雪灾对古田山常绿阔叶林群落结构的影响. 生物多样性, 2011, 19(2): 197-205.

[28] 苏志尧, 刘刚, 区余端, 戴朝晖, 李镇魁. 车八岭山地常绿阔叶林冰灾后林木受损的生态学评估. 植物生态学报, 2010, 34(2): 213-222.

[29] 巩合德, 杨国平, 张一平, 刘玉洪, 郑征, 甘建民. 哀牢山 4 类植物群落叶面积指数比较. 东北林业大学学报, 2007, 35(3): 34-36.

[30] 区余端, 苏志尧. 粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构空间异质性动态. 植物科学学报, 2012, 30(3): 223-229.

[31] 温远光, 元昌安, 李信贤, 和太平, 赖家业, 黄棉. 大明山中山植被恢复过程植物物种多样性的变化. 植物生态学报, 1998, 22(1): 33-40.

[32] 温远光, 和太平, 谭伟福. 广西热带和亚热带山地的植物多样性及群落特征. 北京: 气象出版社, 2004.

[33] 温远光, 李婉舒, 朱宏光, 周晓果, 叶铎, 王磊. 特大冰冻干扰对大明山常绿阔叶林树冠及林冠层状况的影响. 广西科学, 2014, 21(5): 454-462.

[34] 崔佳玉, 曾焕忱, 王永强, 张毅, 胡益珩, 苏志尧. 银瓶山自然保护区阔叶林冠层结构与辐射消减效应. 西北林学院学报, 2015, 30(4): 45-49.

[35] 温远光. 连栽桉树人工林植物多样性与生态系统功能关系的长期实验研究. 成都: 四川大学, 2006.

[36] 朱宏光, 李燕群, 温远光, 梁宏温, 林建勇, 农友. 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林结构及物种多样性动态. 生态学报, 2011, 13(19): 5571-5577.

[37] 温远光, 林建勇, 朱宏光, 周晓果, 叶铎, 王磊. 南亚热带山地常绿阔叶林林隙及其自然干扰特征研究. 广西科学, 2014, 21(5): 447-453.

[38] Asner G P, Scurlock J M O, Hicke J A. Global synthesis of leaf area index observations: Implications for ecological and remote sensing studies. Global Ecology and Biogeography, 2003, 12(3): 191-205.

[39] Waring R H, Running S W. Forest Ecosystems: Analysis at Multiple Scales. 3rd ed. Burlington: Elsevier Academic Press, 2007.

[40] Hemery G E, Savill P S, Pryor S N. Applications of the crown diameter-stem diameter relationship for different species of broadleaved trees. Forest Ecology and Management, 2005, 215(1/3): 285-294.

[41] 张丽楠, 王得祥, 郝亚中, 柴宗政, 张洋, 吴昊. 陕西宁东林业局华北落叶松人工林最适经营密度研究. 西北林学院学报, 2013, 28(1): 146-150.